

Les Sphingidae, probables pollinisateurs des baobabs malgaches

Philippe RYCKEWAERT¹

Onja RAZANAMARO^{2, 3}

Elysée RASOAMANANA^{2, 3}

Tantelinirina RAKOTOARIMHAJA^{2, 4}

Perle RAMAVOVOLOLONA^{2, 3}

Pascal DANTHU^{2, 5}

¹ Cirad

Upr Hortsys

Campus international de Baillarguet

34398 Montpellier Cedex 5

France

² Cirad

Upr Forêts et biodiversité

BP 853, Antananarivo

Madagascar

³ Université d'Antananarivo

Faculté des Sciences

Département de biologie et écologie végétales

BP 906, Antananarivo (101)

Madagascar

⁴ Université d'Antananarivo

Faculté des Sciences

Département de biologie animale

BP 906, Antananarivo (101)

Madagascar

⁵ Cirad

Upr B&Sef

Campus international de Baillarguet

34398 Montpellier Cedex 5

France



Photo 1.

Adansonia rubrostipa près d'Ifaty.

Photo E. Rasoamanana.

RÉSUMÉ

LES SPHINGIDAE, PROBABLES
POLLINISATEURS DES BAOBABS
MALGACHES

Des comparaisons phénologiques et morphologiques des fleurs des six espèces de baobabs, *Adansonia* spp., endémiques de Madagascar et une étude des insectes visiteurs de ces fleurs ont été menées *in situ* afin d'identifier les pollinisateurs possibles de ces arbres. Les baobabs malgaches sont regroupés en deux sections en fonction de la longueur de l'androcée (tube pollinique plus filet des étamines) : les Longitubae, *A. za*, *A. rubrostipa*, *A. madagascariensis* et *A. perrieri*, dont l'androcée varie de 110 à 277 mm de long, et les Brevitubae, *A. grandidieri*, *A. suarezensis*, ayant des androcées beaucoup plus courtes (de 45 à 79 mm de long). Les baobabs des deux sections ont des pollens de type zoophile : grande taille, paroi externe verruqueuse et revêtue d'une substance collante. Une corrélation entre la longueur des trompes des Sphingidae butinant les fleurs des baobabs et la taille de l'androcée apparaît comme un critère déterminant pour qu'une espèce visiteuse des fleurs puisse avoir une fonction de pollinisateur. Quatre espèces de Sphingidae, *Agrius convolvuli*, *Coelonia solani*, *Xanthopan morgani* et *C. fulvinotata*, ont une trompe de longueur supérieure à 110 mm qui leur permettrait d'assurer la pollinisation des Longitubae ; mais seules les deux premières espèces ont été observées sur les fleurs. Chez les Brevitubae, les Sphingidae ayant une trompe comprise entre 45 et 70 mm, comme *Nephele comma*, observé sur *A. grandidieri*, auraient la possibilité de féconder les fleurs. Cela est confirmé par la présence de grains de pollen de baobab sur le corps de certains Sphingidae capturés sur les fleurs. Les Longitubae pourraient être des espèces à pollinisation strictement sphingophile, tandis que les Brevitubae ont des fleurs dont la morphologie montrerait une adaptation à la pollinisation par les chauves-souris mais aussi par certains Sphingidae.

Mots-clés : *Adansonia*, baobab, biologie florale, pollinisation, Sphingidae, Madagascar.

ABSTRACT

SPHINGIDAE AS LIKELY POLLINATORS
OF MADAGASCAR'S BAOBABS

In order to identify the possible pollinators of six endemic Baobab species, *Adansonia* spp., in Madagascar, *in situ* phenological and morphological comparisons were made together with a study of insects visiting baobab flowers. Madagascar baobabs are divided into two groups according to the length of the male organ (anther and filament): Longitubae, *A. za*, *A. rubrostipa*, *A. madagascariensis* and *A. perrieri*, where the anther and filament range from 110 to 277 mm in length, and Brevitubae, *A. grandidieri*, *A. suarezensis*, which have a much shorter male organ (45 to 79 mm). In both groups, the pollen grains are large, lumpy and covered with a sticky substance, indicating zoophilous dispersal. A correlation between the proboscis length of insects and the length of the male organ in the baobab flowers they visit appears to determine their potential as pollinators. Four Sphingidae species, *Agrius convolvuli*, *Coelonia solani*, *Xanthopan morgani* and *C. fulvinotata*, have a proboscis longer than 110 mm, which would allow them to pollinate species in the Longitubae group; however, only the first two species were observed on the flowers. Sphingidae with a 45 to 70 mm proboscis, such as *Nephele comma*, which was observed on *A. grandidieri*, would be able to pollinate Brevitubae flowers. This is borne out by the presence of baobab pollen grains on the bodies of certain Sphingidae captured on the flowers. Pollination of species in the Longitubae group could thus be exclusively by Sphingidae moths, while the morphology of the flowers in the Brevitubae group suggest they may be adapted to pollination by bats but also by certain Sphingidae.

Keywords: *Adansonia*, baobabs, biology of flowers, pollination, Sphingidae, Madagascar.

RESUMEN

LOS SPHINGIDAE, PROBABLES
POLINIZADORES DE LOS BAOBABS
MALGACHES

Se procedió a la realización *in situ* de comparaciones fenológicas y morfológicas de flores de seis especies endémicas de baobab, *Adansonia* spp., de Madagascar, así como un estudio de insectos visitantes de estas flores, para identificar los posibles polinizadores de estos árboles. Los baobabs malgaches fueron agrupados en dos secciones en función de la longitud del androceo (tubo polínico más filamento de los estambres): los Longitubae, *A. za*, *A. rubrostipa*, *A. madagascariensis* y *A. perrieri*, cuyo androceo oscila entre 110 y 277 mm de largo, y los Brevitubae, *A. grandidieri*, *A. suarezensis*, que tienen androceos mucho más cortos (de 45 a 79 mm de largo). Los baobabs de ambas secciones tienen pólenes de tipo zoófilo: gran tamaño, pared externa verrugosa y recubierta de una sustancia pegajosa. La correlación entre la longitud de las trompas de los Sphingidae que liban las flores de los baobabs y el tamaño del androceo aparece como un criterio determinante para que una especie visitante de las flores pueda tener una función polinizadora. Cuatro especies de esfíngidos, *Agrius convolvuli*, *Coelonia solani*, *Xanthopan morgani* y *C. fulvinotata*, tienen una trompa de más de 110 mm de largo por lo que podrían efectuar la polinización de los Longitubae; pero sólo se observaron las dos primeras especies en las flores. En los Brevitubae, los Sphingidae con una trompa entre 45 y 70 mm, como *Nephele comma*, observado en *A. grandidieri*, tendrían la posibilidad de fecundar las flores. Esto quedó confirmado por la presencia de granos de polen de baobabs en los cuerpos de algunos Sphingidae capturados en las flores. Los Longitubae podrían ser especies de polinización estrictamente esfingófila, mientras que los Brevitubae tienen flores cuya morfología mostraría una adaptación a la polinización por los murciélagos, pero también por ciertos Sphingidae.

Palabras clave: *Adansonia*, baobabs, biología floral, polinización, Sphingidae, Madagascar.

Introduction

Parmi les huit espèces de baobabs (genre *Adansonia*, famille des Malvaceae¹) connues au monde, sept sont présentes à Madagascar, dont six endémiques de cette île (BAUM, 1995a).

Ces sept espèces sont classées en trois sections (PERRIER DE LA BÂTHIE, HOCHREUTINER, 1955 ; BAUM, 1995a et 1995b) :

- La section des Brevitubae qui comprend deux espèces : *Adansonia grandidieri* Baillon (région Ouest) et *A. suarezensis* H. Perrier (région Nord), qui se caractérisent par des fleurs à pièces florales courtes, un nombre d'étamines supérieur à 700, une couleur blanche des pétales et une odeur peu agréable.
- La section des Longitubae avec quatre espèces : *A. rubro-tipa* Jum. & H. Perrier (régions Sud-Ouest, Ouest et Nord-Ouest) (photo 1), *A. za* Baillon (des régions Nord-Ouest au Sud), *A. madagascariensis* Baillon (régions Nord et Nord-Ouest) et *A. perrieri* Capuron (région Nord). Les fleurs ont des pièces florales plus ou moins longues, un nombre d'étamines inférieur à 300, une couleur des pétales allant selon les espèces du jaune au rouge, et présentent une odeur agréable.
- La section *Adansonia* avec une seule espèce, *A. digitata* L. (région Nord-Ouest), le baobab africain, qui possède des fleurs pendantes « en pagode », avec de très nombreuses étamines, et exhalant une odeur désagréable.

Ces espèces caractéristiques des régions sèches ont un grand intérêt pour les populations locales comme source de matières premières (fibre, nourriture, pharmacopée...) (RALAIMANARIVO *et al.*, 1982 ; CHADARE *et al.*, 2009), mais aussi d'un point de vue symbolique ou écotouristique (WICKENS, LOWE, 2008 ; MARIE *et al.*, 2009). Or la survie de ces arbres et des écosystèmes qui les abritent est directement ou indirectement menacée par les activités humaines : déforestation, incendies, exploitation incontrôlée, changement climatique (NICOLL, LAGRANDE, 1989 ; HANNAH *et al.*, 2008).

Bien que ces arbres soient connus de tous, les connaissances scientifiques concernant leur biologie et leur fonctionnement dans les écosystèmes restent encore parcellaires. Quelques travaux peuvent être cités (BAUM, 1995a et 1995b ; Du Puy, 1996 ; BAUM *et al.*, 1998) ; mais ils se révèlent insuffisants pour être d'une aide efficace pour les acteurs de la conservation malgache. Le projet Bamaco (étude des BAobabs de MADagascar et des COMores), financé par la Frb², et dans lequel notre étude s'inscrit, propose d'approfondir les connaissances dans les domaines de la biologie et des relations entre les hommes et l'environnement afin de poser les bases d'une gestion durable des écosystèmes de l'Ouest malgache.

Le présent article est focalisé sur une première approche de la biologie de la pollinisation des baobabs malgaches. Cet aspect est fondamental pour comprendre le fonctionnement biologique des baobabs et leur pérennité dans les écosystèmes qui les abritent, mais aussi pour expliquer des phénomènes comme celui de l'introgression génétique (échanges génétiques interspécifiques au sein du genre *Adansonia*), qui permettraient ainsi l'adaptation de ces espèces à de nouvelles conditions de milieu (LEONG POCK TSY *et al.*, 2010).



Photo 2.

Adansonia grandidieri équipé de cordes pour permettre les observations de proximité à Andranomena.

Photo P. Ryckewaert.

Les travaux de BAUM (1995b) et de ANDRIAFIDISON *et al.* (2006) ont montré que les fleurs de baobab de la section des Brevitubae étaient visitées la nuit par des chauves-souris, comme celles du baobab africain (START, 1972), ou bien par des petits lémuriers nocturnes, tandis que celles de la section des Longitubae le sont par des lépidoptères nocturnes appartenant à la famille des Sphingidae (sphinx). Ces derniers, représentés par une soixantaine d'espèces à Madagascar (VIETTE, 1990), apparaissent comme étant de bons candidats pour effectuer la pollinisation des baobabs : vol nocturne ou crépusculaire (les fleurs de baobab s'ouvrant le soir), possibilités de vol stationnaire, vol rapide sur de grandes distances, présence d'une longue trompe chez certaines espèces et qui pourraient être adaptées à la morphologie des fleurs de baobab. Toutefois, à ce jour, aucuns travaux ne démontrent que ces visiteurs des fleurs réalisent effectivement la pollinisation, aboutissant à la fécondation des ovules.

¹ Les Bombacaceae, auxquelles appartenaient les baobabs, ont été rattachées récemment aux Malvaceae.

² Fondation pour la recherche sur la biodiversité (ex-Institut français de la biodiversité).

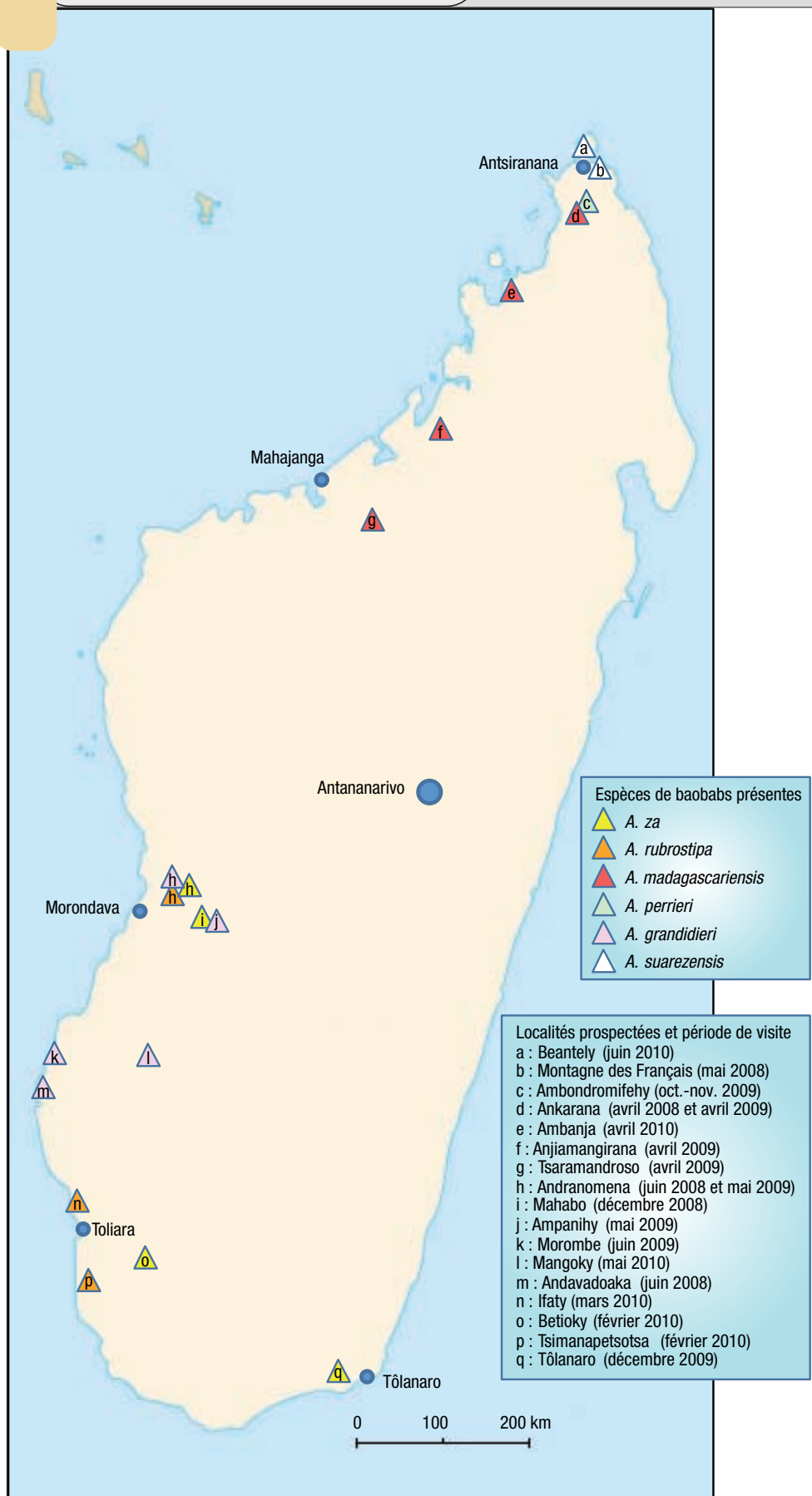
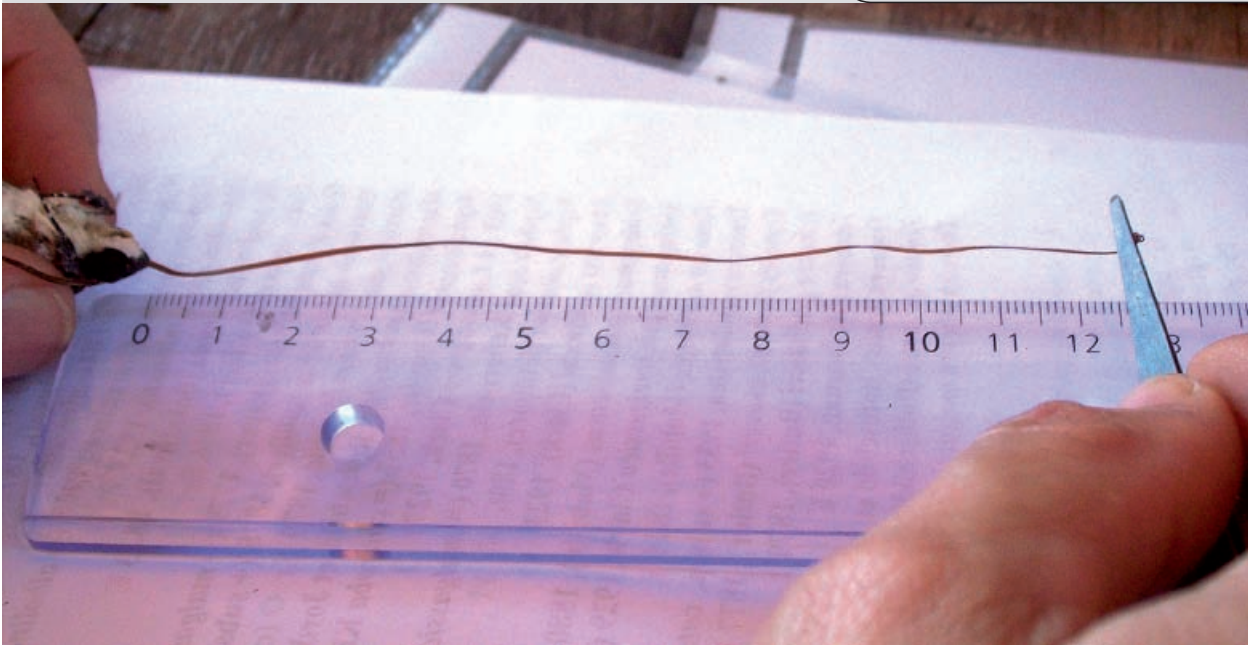


Figure 1.
Localisation des stations prospectées à Madagascar,
espèces de baobabs étudiées et périodes d'observation.

Des travaux ont montré par ailleurs que des sphinx étaient les seuls pollinisateurs de certaines plantes, notamment d'orchidées malgaches (NILSSON *et al.*, 1985, 1987), dont le plus célèbre est le sphinx prédit par Darwin, *Xanthopan morgani praedicta* Roth. & Jordan, pollinisateur de l'*Angraecum sesquipedale* Thouars (WASSERTHAL, 1997 ; NILSSON, 1998). Ce dernier cas constitue un bon exemple de coadaptation entre un insecte à très longue trompe et une fleur à très long éperon nectarifère, atteignant plus de 20 centimètres (cm). Ainsi, au cours du butinage, les sphinx peuvent toucher les anthères et se recouvrir le corps de pollen, lequel pourra être déposé sur le stigmate d'une autre fleur au cours d'un nouveau butinage. Ceci suppose, comme l'a montré WASSERTHAL (1997), une nécessaire correspondance entre la longueur de leur trompe et la distance entre les anthères et le fond du calice, où est produit le nectar, sachant que les lépidoptères doivent dérouler entièrement leur trompe pour le prélever. Or la longueur des trompes est très variable chez les Sphingidae (NILSSON *et al.*, 1987). Aussi posons-nous l'hypothèse que les baobabs malgaches, du moins ceux de la section des Longitubae, pourraient être pollinisés par des sphinx ; mais que seules certaines espèces auront la possibilité d'effectuer la pollinisation en fonction de la longueur de leur trompe. La mesure de cette longueur chez différentes espèces de Sphingidae, comparée à la morphologie des fleurs de baobab, devrait par conséquent être très indicative sur la possibilité d'une pollinisation par les sphinx.

L'étude des phénomènes liés à la pollinisation et des interactions fleurs-pollinisateurs demande une connaissance préalable de la biologie de la fleur : morphologie, phénologie, production et composition du nectar (source de nourriture pour le pollinisateur), analyse des odeurs (rôle dans l'attraction du pollinisateur), et caractérisation du pollen (structure, physiologie). Dans cette première étude, nous avons abordé les aspects liés à la morphologie de la fleur, à la phénologie des espèces et à la structure du pollen.

**Photo 3.**

Mesure de la longueur de la trompe d'un sphinx.
Photo O. Razanamaro.

Matériels et méthodes

Espèces de baobab étudiées, localités et périodes prospectées

Les six espèces endémiques de Madagascar ont été étudiées. Les localités prospectées et les périodes d'observation sont indiquées dans la figure 1.

Accès à la canopée des baobabs

Les baobabs adultes étant de grands arbres, avec une taille parfois supérieure à 15 mètres (m), possédant de surcroît des fûts lisses, afin d'équiper les arbres de dispositifs d'escalade sécurisés permettant d'accéder à la canopée et aux fleurs, il a été nécessaire d'avoir recours aux compétences d'une association d'accrobranchistes (Mad'Arbres) (photo 2).

Étude des fleurs et du pollen

La phénologie de chaque espèce a été déterminée à partir d'observations faites sur le terrain entre les années 2008 et 2010. L'heure d'ouverture de la fleur et la durée d'épanouissement jusqu'à la fanaison ont été notées. Selon la disponibilité en fleurs, nous avons mesuré la longueur du tube staminal (formé par la soudure plus ou moins complète de la base des filets des étamines ; voir figure 6) et celle des filets libres des étamines sur des échantillons frais.

L'étude des pollens a été réalisée afin de connaître leurs caractéristiques d'adaptation par rapport aux pollinisateurs. Les critères retenus ici ont été la hauteur des sculptures formant l'ornementation de la paroi externe (exine), la dimension

des grains et la présence ou non d'une substance collante recouvrant la surface du pollen fraîchement récolté. Celle-ci est observée au microscope photonique sur des échantillons acétolysés (soumis à un bain-marie dans une solution d'acide sulfurique et d'anhydride acétique à raison d'un volume pour neuf volumes). Ce traitement acide permet une destruction totale du cytoplasme et une meilleure observation des ornements de la surface.

Étude des insectes potentiellement pollinisateurs

Des observations *in situ* ont été réalisées à proximité des fleurs sur les arbres dès leur ouverture à la tombée de la nuit, puis pendant une partie de celle-ci et parfois dans la journée. Les visiteurs ont été notés, ainsi que l'heure de passage, la durée et le comportement. Les conditions météorologiques ambiantes (température, hygrométrie et vent) ont été enregistrées. Quand cela a été possible, les insectes ont été capturés au filet à papillons au moment de leur visite à des fins d'identification. Quelques photographies ou séquences vidéo ont également été réalisées. Pour compléter cet échantillonnage, nous avons capturé à l'aide d'un piège lumineux installé à proximité (équipé de lampes à vapeur de mercure) des représentants des différentes espèces de Sphingidae présentes dans le milieu.

La trompe des sphinx capturés et fraîchement tués a été mesurée en la déroulant délicatement grâce à une pince souple, et en l'appliquant sur une règle graduée (photo 3). Des observations ont été faites au laboratoire pour rechercher des grains de pollen sur les sphinx capturés sur les fleurs de baobab. Les grains sont prélevés sous la loupe binoculaire puis montés sur lame pour vérification au microscope photonique de leur appartenance au genre *Adansonia* par comparaison avec des lames de référence.

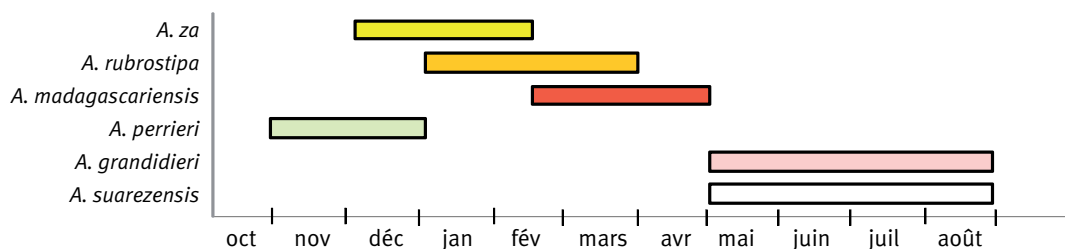


Figure 2.
Périodes de floraison des six espèces de baobabs malgaches (données 2008-2010).

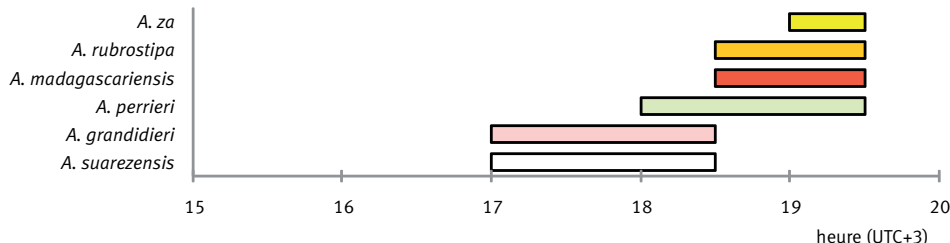


Figure 3.
Gamme d'heures d'ouverture des fleurs des baobabs de Madagascar (heure Temps universel coordonné + 3 h).

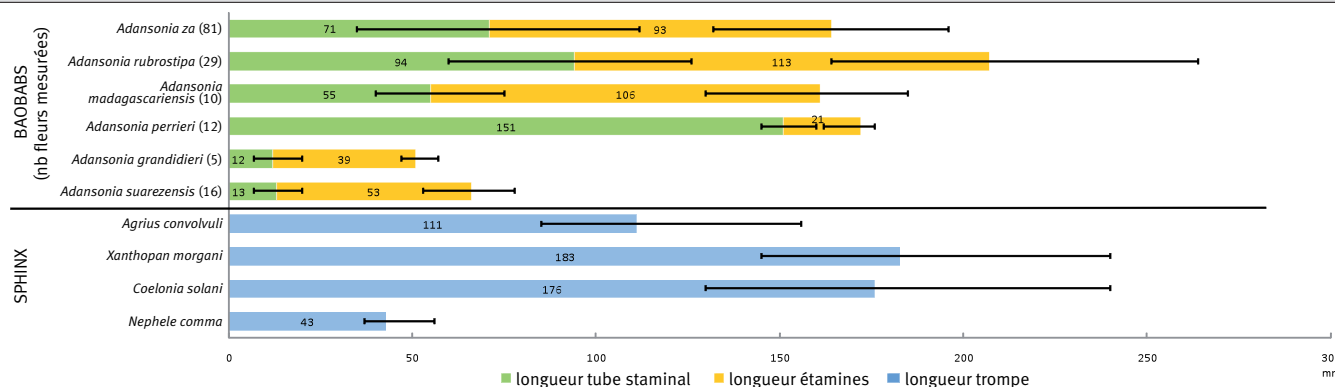


Figure 4.
Moyennes des longueurs (en millimètres) des tubes staminaux et des filets des étamines des fleurs des baobabs malgaches, en comparaison des longueurs des trompes des quatre Sphingidae visitant les fleurs des baobabs. Les barres représentent les longueurs extrêmes mesurées et les chiffres les valeurs des moyennes.

Résultats

Biologie florale

Phénologie

Les relevés montrent que les Longitubae fleurissent de novembre à avril, ce qui correspond à la saison des pluies (figure 2). Les pics de floraison s'observent à la mi-novembre chez *A. perrieri*, à la mi-décembre pour *A. za*, en février pour *A. rubrostipa* et en mars pour *A. madagascariensis*. *Adansonia za* et *A. rubrostipa* ont une période de floraison synchrone en janvier-février, tandis que les floraisons de *A. rubrostipa* et *A. madagascariensis* se chevauchent en

février-mars. Il ne semble pas y avoir de période de floraison commune entre *A. za* et *A. madagascariensis*. Les fleurs de Brevitubae s'épanouissent de mai à août (saison sèche), avec un pic en juin-juillet (figure 2).

Les fleurs s'ouvrent peu avant la tombée de la nuit (17 h 00 - 18 h 30) chez les Brevitubae, et un peu plus tardivement chez les Longitubae (18 h 30 - 19 h 30) (figure 3). Les fleurs restent ouvertes de deux à six jours selon les espèces. Un début de fanaison apparaît dès le matin qui suit l'ouverture, avec un changement de couleur des pièces florales.

Tableau I.
Moyenne des grands axes du pollen chez les baobabs malgaches (calculée sur 30 grains de pollen pour chaque espèce).

Section	Espèces	Moyenne (µm)
Brevitubae	<i>A. grandidieri</i>	75,3
	<i>A. suarezensis</i>	75,5
Longitubae	<i>A. za</i>	57,0
	<i>A. madagascariensis</i>	61,3
	<i>A. rubrostipa</i>	60,8
	<i>A. perrieri</i>	63,9

Longueur des tubes staminaux et des filets des étamines

Une forte variation intraspécifique des longueurs des tubes staminaux et des filets des étamines est constatable, allant parfois de plus du simple au triple chez une même espèce, par exemple de 35 à 112 millimètres (mm) pour le tube staminal chez *A. za* (figure 4). Dans le détail des données, nous avons remarqué qu'une fleur pouvait avoir un tube staminal court et des filets longs ; mais cela peut être l'inverse chez d'autres fleurs de la même espèce, et de nombreuses combinaisons existent. Les fleurs des Longitubae (photo 4) se différencient essentiellement de celles des Brevitubae (photo 5) par la longueur du tube staminal (de 55 à 151 mm et de 12 à 13 mm de moyenne, respectivement). *Adansonia perrieri* a une fleur assez particulière (photo 6), possédant un tube staminal nettement plus long que les autres espèces ; mais à l'inverse les filets sont les plus courts.

Pollen

Le pollen des *Adansonia* possède une paroi externe parsemée de verrues dont la hauteur moyenne est de 1,6 micromètre (µm) (photo 7). La présence d'une substance collante (ou « pollenkit ») à la surface des grains de pollen à été vérifiée pour toutes les espèces. Ce type morphologique est commun aux six espèces étudiées, mais une légère différence de la taille des pollens distingue la section des Brevitubae (grand axe de 75,4 µm en moyenne) et celle des Longitubae (60,7 µm en moyenne) (tableau I).

Observations des insectes visiteurs des fleurs

Les observations nocturnes sur les fleurs de baobab ont montré que des Sphingidae venaient butiner les fleurs des quatre espèces de Longitubae (photos 8), avec un maximum de visites entre 19 h et 20 h, mais aussi celles de *A. grandidieri* entre 17 h 30 et 19 h 30. Aucun Sphingidae n'a été observé sur *A. suarezensis*, ni capturé au piège lumineux disposé à proximité. Les espèces capturées sur Longitubae sont



Photo 4.
Fleur de Longitubae de *A. rubrostipa*.
Photo E. Rasoamanana.



Photo 5.
Fleur de Brevitubae de *A. grandidieri*.
Photo J. M. Leong Pock Tsy.

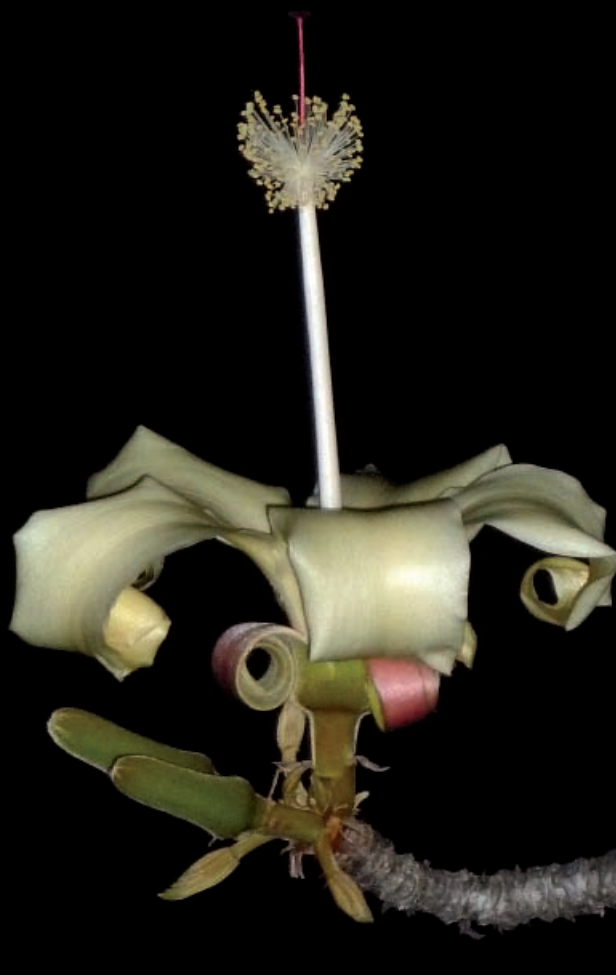


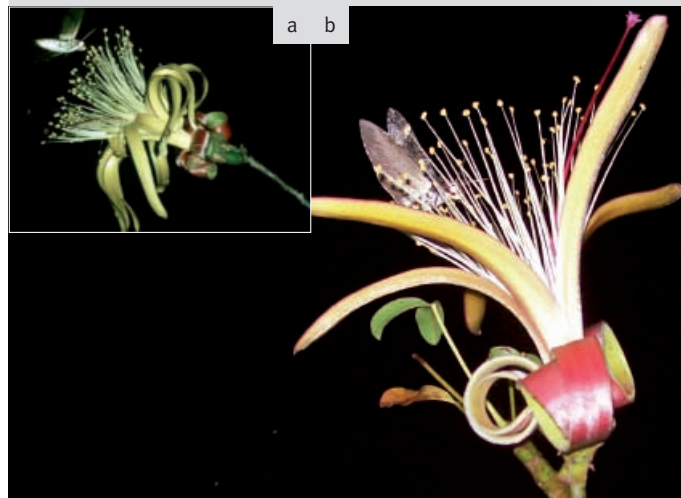
Photo 6.
Fleur Longitubae de *A. perrieri*.
Photo E. Rakotoarisoa.

Coelonia solani (Boisduval) (8 spécimens) et *Agrius convolvuli* (L.) (4 spécimens), tandis que *Nephele comma* (Hoppfer) a été pris sur *A. grandidieri* (15 spécimens). D'autres Sphingidae, différents de *N. comma*, viennent sur les fleurs de cette dernière espèce mais les spécimens n'ont pu être capturés. De nombreuses espèces de Sphingidae, dont celles butinant les fleurs de baobab, ont été observées en même temps sur les pièges lumineux placés dans les environs.

Le passage des sphinx sur les fleurs est de courte durée : quelques secondes en vol stationnaire, tout en se déplaçant sur les côtés ou au-dessus de la fleur. Dans ce cas, la trompe est déroulée à travers l'androcée pour pomper le nectar à la base des pétales. Il a été noté à plusieurs reprises, grâce à des séquences vidéo, un contact entre la base de la tête et la trompe des sphinx et les anthères, permettant probablement un dépôt de pollen sur ces parties du corps de l'insecte. Toutefois, l'étude ne permet pas de savoir encore s'il y a conjointement dépôt de pollen sur le stigmate. Il semble que les sphinx ne viennent aux fleurs que s'il y a un minimum de vent, estimé à environ 5 km/h.



Photo 7.
Grain de pollen
d'*Adansonia
madagascariensis* en
microscopie photonique
(vue équatoriale).
Photo E. Rasoamanana.



Photos 8.
Sphinx, *Coelonia solani*, s'approchant d'une fleur de *A. rubrostipa* (a) et butinant une fleur de *A. madagascariensis* (b).
Photos O. Guerpillon.

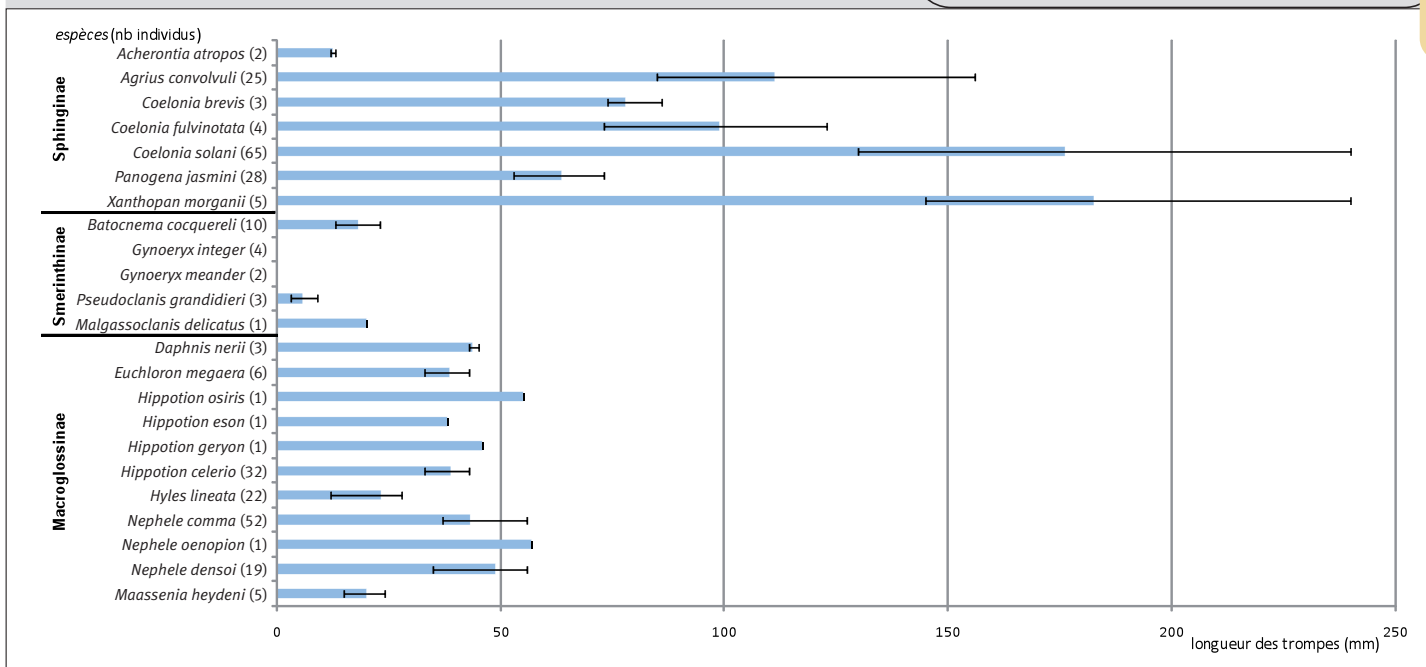
Longueur des trompes des Sphingidae

La figure 5 illustre la moyenne et les valeurs extrêmes des longueurs des trompes des sphinx étudiés (295 spécimens appartenant à 23 espèces et 3 sous-familles). Seules les espèces de taille moyenne à grande ont été considérées, les petites (une douzaine d'espèces d'envergure inférieure à 5 cm) ayant *a priori* des trompes trop courtes pour être en mesure de féconder les fleurs des baobabs.

Il apparaît que la longueur des trompes est très variable d'une espèce à une autre (depuis l'absence jusqu'à 240 mm), mais aussi entre individus d'une même espèce (près du simple au double). Les sphinx de la sous-famille des Smerinthinae ont les trompes les plus courtes (et qui sont même absentes chez le genre endémique *Gynoeryx* malgré leur taille moyenne), ce qui les élimine de la liste des candidats pour la pollinisation des fleurs de baobab. *C. solani* et *X. morgani praedicta* (photo 9, a et d), de la sous-famille des Sphinginae, sont les espèces ayant les trompes les plus longues (176,3 mm et 182,6 mm de moyenne, respectivement). Deux autres Sphinginae, *Agrius convolvuli* (photo 9, b) et *Coelonia fulvinotata* (Butler), ont une trompe dépassant les 100 mm chez certains individus. Enfin les Macroglossinae, dont *N. comma* (photo 9, c), ont des trompes de longueur moyenne allant de 20,2 à 57 mm.

Recherche de pollen sur le corps des Sphingidae

Sept *C. solani*, trois *A. convolvuli* et deux *N. comma*, tous capturés sur les fleurs de baobab, ont été inspectés. Des grains de pollen de baobab ont été trouvés sur un seul individu de chaque espèce, essentiellement sur les yeux et sur la trompe.

**Figure 5.**

Longueurs moyennes (en millimètres) des trompes de différents Sphingidae de Madagascar capturés sur les fleurs de baobabs ou aux pièges lumineux à proximité. Les barres représentent les valeurs extrêmes mesurées.

Discussion

Biologie florale

Les périodes de floraison, ainsi que les heures et durées d'ouverture des fleurs, correspondent globalement à celles citées dans la littérature (BAUM, 1995b), bien qu'aient été notées de légères différences d'une année à l'autre pour les périodes de floraison, probablement liées aux variations des conditions climatiques inter-annuelles et aux différences de climat entre les régions (arides au Sud et plus humide au Nord de l'île). À ce stade de l'étude, nous ne pouvons pas préciser la durée de l'anthèse (période pendant laquelle la fleur est fonctionnelle et fécondable) ; mais BAUM (1995b) précise que les stigmates sont réceptifs dès l'ouverture de la fleur le soir et jusqu'au début de la matinée. Il considère cependant l'anthèse comme étant la période d'ouverture de la fleur.

Les longueurs des pièces florales que nous avons mesurées sont du même ordre que celles obtenues par BAUM (1995b). Cet auteur note également de forts écarts entre les valeurs minimales et maximales chez une même espèce, mais on retrouve toujours une séparation nette entre les deux sections. *Adansonia perrieri* apparaît, quant à lui, bien différencié des autres espèces par sa morphologie florale.

Des descriptions des pollens de trois espèces de baobabs malgaches (*A. grandidieri*, *A. madagascariensis* et *A. rubrostipa*) et de *A. digitata* avaient déjà été réalisées par d'autres auteurs (VAISHAMPAYAN, SHARMA, 1981 ; PRESTING *et al.*, 1983 ; RAMAVOVOLOLONA, 1986). Les observations émergeant de cette étude confirment que les pollens des Brevitubae et des Longitubae sont classés parmi les pollens

de grande taille (selon la classification de KREMP, 1965). La taille des verrues assez développées à la surface des grains de pollen et la présence en surface d'une substance collante, le « pollenkitt » (PACINI, HESSE, 2005), faciliteraient sa fixation sur le corps d'un animal. D'après WHITEHEAD (1969), ces critères permettent de classer les pollens de baobab parmi les pollens zoophiles. La présence de grains de pollen de baobab sur certains sphinx capturés sur les fleurs confirme cette hypothèse et montre bien que ces lépidoptères peuvent transporter du pollen, et par là réaliser la pollinisation s'ils le déposent sur le stigmate.

Une recherche des pollinisateurs d'*Eriotheca longitubulosa* (Bombacaceae) réalisée en Guyane a permis d'établir une liste de critères particuliers qui caractériseraient une fleur dont le pollinisateur serait un Sphingidae (MACFARLANE *et al.*, 2003) : fleurs fragiles, profondes, avec relativement peu d'étamines, couleurs vives des pétales, odeur agréable provenant des sesquiterpènes comme l'alpha-farnèse et le linalol, déjà connus pour attirer les sphinx (TAKASHI *et al.*, 1998), nectar assez dilué et riche en sucrose mais produit en faible quantité. Ces critères correspondent bien à ceux que nous observons sur les fleurs des Longitubae et confirmeraient une pollinisation sphingophile chez cette section. À l'inverse, selon diverses études, les fleurs du baobab africain (*A. digitata*) sont typiquement adaptées aux chauves-souris et ont des caractéristiques opposées à celles énumérées ci-dessus (BAUM, 1995a ; JEAGER, 1950). Les Brevitubae ayant des traits intermédiaires, il est permis de supposer une pollinisation impliquant des insectes (dont d'autres espèces de Sphingidae) et des chauves-souris, comme l'ont montré BAUM (1995b) et ANDRIAFIDISON *et al.* (2006).

**Photo 9.**

Comparaison de la longueur des trompes de *Coelonia solani* (a), *Agrius convolvuli* (b), *Nephele comma* (c) et *Xanthopan morgani* (d).
Photo P. Ryckewaert.

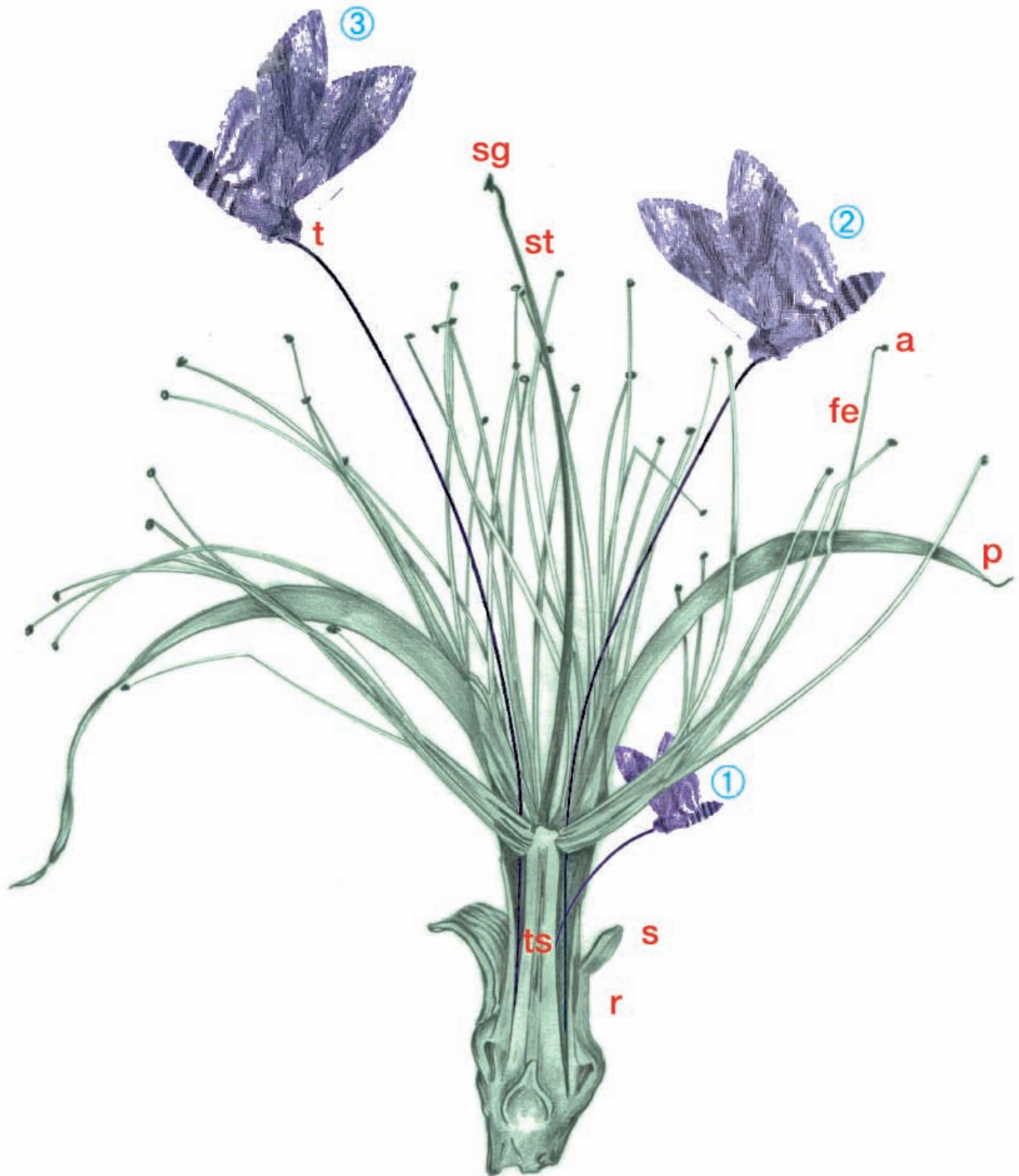


Figure 6.

Schéma d'une fleur de baobab en coupe longitudinale montrant les différentes possibilités (①, ②, et ③) de prélèvement de nectar par des sphinx en fonction de la longueur de leur trompe. Le dépôt de pollen sur le corps du sphinx n'est possible que dans le cas ②. Les glandes nectarifères se trouvent à la base des pétales et du tube staminal. r : réceptacle floral ; s : sépale ; p : pétale ; ts : tube staminal ; st : style ; sg : stigmate ; fe : filet des étamines ; a : anthère ; t : trompe.
Dessin de P. Poilecot ; montage de J.-J. Gonod.

Visiteurs des fleurs chez les Longitubae

BAUM (1995b) a observé *Coelonia solani* sur *A. za*, *A. rubrostipa* et *A. perrieri*, *Xanthopan morgani* sur *A. perrieri*, *Coelonia brevis* Roth. & Jordan et *Panogena jasmini* (Boisduval) sur *A. za*. Contrairement à cet auteur, nous n'avons pas observé de *X. morgani* butinant les fleurs de *A. perrieri* dans le Nord de l'île, mais nous en avons capturé trois individus sur les pièges lumineux installés à proximité de ces arbres, confirmant sa présence dans le milieu. *X. morgani* pourrait être un bon candidat pollinisateur de *A. perrieri*, d'autant que la longueur de sa trompe est particulièrement adaptée à la morphologie de sa fleur. Ce sphinx n'était cité avant les travaux de BAUM en 1995 que de l'Est et du Centre de Madagascar (GRIVEAUD, 1959). Au cours de cette étude, il n'a d'ailleurs jamais été trouvé dans les autres régions prospectées, ce qui impliquerait l'absence de ce pollinisateur potentiel des Longitubae dans la majeure partie de leurs aires de répartition.

Visiteurs des fleurs chez les Brevitubae

Nephele comma a été observé par BAUM (1995b) sur *A. grandidieri*. Il a également vu des sphinx indéterminés, à trompe courte, sur *A. suarezensis*. Il considère cependant que *C. brevis*, *P. jasmini*, *N. comma* et les spécimens aperçus sur *A. suarezensis* ne réalisent pas la pollinisation car ces espèces butinent sous les étamines. Or a été observé et filmé le comportement de plusieurs *N. comma* sur les fleurs de *A. grandidieri*, montrant que ce papillon butine également au-dessus des étamines. Aussi semblerait-il que ce sphinx est capable d'effectuer la pollinisation des Brevitubae, ce qui n'exclut pas la possibilité d'une pollinisation par les chauves-souris ou les lémurins, comme des travaux l'ont suggéré (BAUM, 1995b ; ANDRIAFIDISON *et al.*, 2006). D'ailleurs, des chauves-souris ont été observées à Ampanihy et dans la vallée de la Mangoky sur les fleurs de *A. grandidieri*.

Comme BAUM (1995b), nous avons observé d'autres insectes comme des Noctuidae et des Arctiidae (lépidoptères Hétérocères) butinant les fleurs de Brevitubae la nuit, mais ces insectes se posent à la base de celles-ci pour pomper le nectar et ne touchent pas les étamines. Des abeilles ont été observées récupérant du pollen sur les deux espèces de Brevitubae à la tombée du jour, dès l'ouverture de la fleur. BAUM (1995b) estime cependant qu'elles ne fécondent pas les fleurs ; mais cela laisse penser toutefois que la pollinisation des Brevitubae par les abeilles est possible au vu de leur comportement (contacts avec le stigmate et les anthères observés). D'autre part, nous n'avons pas remarqué d'autres visiteurs des fleurs durant la journée (Rhopalocères, cétoines floricoles...), ce qui est en accord avec les observations de BAUM (1995b) concernant la fin de l'anthèse en début de matinée. Seuls des oiseaux nectariphages (*Nectarinia souimanga* Gmelin) prélèvent du nectar vers 7 h du matin sur *A. grandidieri* et *A. suarezensis*. Cependant, ces oiseaux se posent sous les fleurs et ne touchent pas les étamines.

Longueur des trompes des Sphingidae

NILSSON *et al.* (1985, 1987) donnent les dimensions des trompes d'une trentaine d'espèces de Sphingidae capturés sur le plateau central de Madagascar. Les longueurs correspondent aux mesures relevées ou sont légèrement supérieures, à l'exception de celles de *C. fulvinotata* qui apparaissent plus courtes ; mais seuls quatre exemplaires de cette espèce ont été mesurés. Ces auteurs confirment également l'absence de trompe chez *Gynoeryx meander* (Boisduval), ce cas de figure étant déjà connu ailleurs dans le monde chez certains Sphingidae (D'ABRERA, 1986). NILSSON *et al.* (1985, 1987) soulignent que les *Agrius convolvuli* de Madagascar ont une trompe de longueur atteignant presque le double de celle des individus africains ou européens. Si tel était le cas, il pourrait s'agir d'une sous-espèce endémique non décrite de *A. convolvuli*. Il est à noter que les trompes de *C. solani* et *X. morgani praedicta* sont parmi les plus longues connues chez les lépidoptères, avec celles de certains Sphinginae d'Amérique tropicale (KITCHING, 2002). En comparaison, la trompe de six spécimens³ de la sous-espèce africaine *Xanthopan morgani praedicta* Walker a été mesurée, dont la longueur moyenne atteint 138,1 mm, montrant que la sous-espèce malgache *praedicta* (moyenne de 182,6 mm) est nettement différenciée.

Relations entre la morphologie des fleurs de baobab et la longueur des trompes des Sphingidae

La pollinisation d'une fleur de Longitubae ou de Brevitubae par un animal ne peut se faire que si un visiteur prélève du pollen sur les étamines lors du butinage (afin de se nourrir du nectar) et s'il le dépose sur le stigmate d'une autre fleur, ou de la même fleur s'il y a autogamie. Trois cas sont possibles :

- le visiteur prélève le nectar (situé à la base des pétales) en étant positionné sous les étamines et ne peut assurer la fécondation (figure 6, cas 1). C'est ce qui est observé pour divers lépidoptères nocturnes (Hétérocères), les oiseaux nectariphages, et peut-être aussi pour les chauves-souris et les petits lémurins nocturnes ;
- le visiteur est un papillon pollinisateur dont la trompe a la taille de l'androcée, qui correspond à la longueur du tube staminal plus celle des filets des étamines. Dans ce cas, sa trompe peut atteindre le nectar en passant à travers l'androcée, permettant à l'insecte de se couvrir le corps de grains de pollen au cours du butinage (figure 6, cas 2) ;
- le visiteur est un papillon ayant une trompe très longue. Son vol stationnaire se fera au-dessus des anthères lors du butinage ; il ne pourra pas récupérer de pollen (figure 6, cas 3).

La récupération de pollen par le papillon nécessite par conséquent une concordance entre la longueur de la trompe et celle de l'ensemble tube staminal et filets des étamines. La longueur totale de cet ensemble mesurée sur les fleurs a été figurée afin de la comparer aux longueurs des trompes des quatre espèces de Sphingidae observées sur les fleurs de baobab (figure 4).

³ Collection Cirad, Montpellier.

Chez les Longitubae, la longueur moyenne de l'ensemble tube staminal et filets est comprise, selon les espèces, entre 160 et 207 mm, mais avec de fortes variations (minimum de 110 mm, maximum de 277 mm). De la sorte, la longueur de la trompe des Sphingidae devra mesurer au minimum 110 mm de long pour satisfaire au cas 2 expliqué plus haut. D'après la figure 5, seuls *C. solani*, *X. morgani* et certains spécimens de *A. convolvuli* et de *C. fulvinotata* répondent à ce critère. *C. solani* et *A. convolvuli* sont effectivement les espèces que nous avons observées butinant les fleurs de Longitubae, confirmant les travaux antérieurs de BAUM (1995b), qui signale aussi *X. morgani*. *C. fulvinotata* n'a, à ce jour, jamais été observé visitant les fleurs de baobab, mais ce sphinx est rare à Madagascar (MARTIRÉ, ROCHAT, 2008).

Chez les Brevitubae, la longueur de l'ensemble tube staminal et filets varie de 45 à 79 mm. Dans ce cas, la longueur de la trompe devra mesurer au minimum 45 mm, ce qui, d'après la figure 5, permettrait à plusieurs représentants de la sous-famille des Macroglossinae, ainsi qu'à *Panogena jasmini* et *Coelonia brevis*, d'être des pollinisateurs potentiels. Cependant, seul *Nephele comma* a été vu avec certitude sur les fleurs de *A. grandidieri*, bien que la présence dans le milieu des autres espèces soit confirmée par les pièges lumineux placés à proximité.

D'autre part, si les variations de la longueur des trompes chez une même espèce et les différences intraspécifiques observées concernant les tailles des pièces florales sont considérées, il est possible que seule une partie des individus soit capable d'être des pollinisateurs effectifs, comme c'est le cas décrit par NILSSON *et al.* (1985) avec le sphinx endémique *Panogena lingens* (Butler), dont seuls les individus à trompe longue peuvent polliniser une orchidée malgache, *Angraecum arachnites* Schltr.

Le cas de *A. perrieri* est un peu particulier par la morphologie de sa fleur, le très long tube staminal et les filets d'étamines courts (photo 6) laissant *a priori* davantage de possibilités aux insectes de récupérer le nectar sans toucher aux anthères.

Conclusion

Les observations des visiteurs des fleurs ainsi que les caractéristiques de la fleur et du pollen des baobabs malgaches semblent indiquer une pollinisation entomophile chez les Longitubae, voire sphingophile (par des sphinx de la sous-famille des Sphinginae), alors qu'elle pourrait être à la fois entomophile (avec des Macroglossinae et des abeilles) et chiroptérophile chez les Brevitubae. Plusieurs espèces de lépidoptères potentiellement pollinisatrices ont été observées, y compris sur Brevitubae, et il semble qu'il y ait une corrélation entre la morphologie (et en particulier la longueur de la trompe) et probablement la chimie de la fleur (attraction par des parfums, composition du nectar) avec des groupes d'espèces pollinisatrices. Ce premier travail ouvre des pistes et pose des hypothèses qui restent à confirmer. Aussi est-il important de le poursuivre afin d'identifier formellement les pollinisateurs et d'en comprendre la biologie, la place et le rôle au sein des différents écosystèmes abritant les baobabs malgaches.

Remerciements

Nous remercions la Fondation pour la recherche sur la biodiversité qui a soutenu cette étude dans le cadre du programme de recherche « Biodiversité des îles de l'océan Indien », qui s'inscrit dans le projet intitulé : « Pour une gestion durable des baobabs et des écosystèmes à baobabs des îles de l'océan Indien : approche de la diversité biologique, des usages et des représentations des espèces du genre *Adansonia* à Madagascar, aux Comores et à Mayotte ». Les auteurs remercient également leur collègue Pierre Poilecot du Cirad à Montpellier pour la réalisation du dessin de la fleur du baobab en coupe, ainsi que Jean Michel Leong Pock Tsy et Emilson Rakotoarisoa du Cirad à Madagascar pour leur aide et les photos qu'ils ont mises à disposition. Enfin, une partie des observations n'auraient pu se faire sans l'aide de l'équipe d'accrobranchistes de Mad'arbres, que les auteurs remercient ici.

Références bibliographiques

- ANDRIAFIDISON D., ANDRIANAIVOARIVELO R. A., RAMILJAONA O. R., RAZANAHOERA M. R., MACKINNON J., JENKINS R. K. B., RACEY P. A., 2006. Nectarivory by Endemic Malagasy Fruit Bats During the Dry Season. *Biotropica*, 38 (1): 85-90.
- BAUM D. A., 1995a. A systematic revision of *Adansonia* (Bombacaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 82: 440-470.
- BAUM D. A., 1995b. The comparative pollination and floral biology of baobabs (*Adansonia*, Bombacaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 82: 322-348.
- BAUM D. A., SMALL R. L., WENDEL J. F., 1998. Biogeography and floral evolution of Baobabs (*Adansonia*, Bombacaceae) as inferred from multiple data sets. *Systematic Biology*, 47: 181-207.
- CHADARE F. J., LINNEMANN A. R., HOUNHOUIGAN J. D., NOUT M. J. R., VAN BOEKEL M. A. J. S., 2009. Baobab Food Products: A Review on their Composition and Nutritional Value. *Critical Review in Food Science and Nutrition*, 49 (3): 254-274.
- D'ABRERA B., 1986. *Sphingidae Mundi*. Londres, Royaume-Uni, Classey, 226 p.
- DU PUY B., 1996. Faunal interactions with the genus *Adansonia* in the Kirindy Forest. In: Ganzhorn J. U., Sorg J.-P. (éd.). *Ecology and Economy of a Tropical Dry Forest in Madagascar*. Primate report, special issue, 46: 329-334.
- GRIVEAUD P., 1959. Insectes Lépidoptères Sphingidae. *Faune de Madagascar*, 8 : 1-162.
- HANNAH L., RADHIKA DAVE R., LOWRY II P. P., ANDELMAN S., ANDRIANARISATA M., ANDRIAMARO L., CAMERON A., HIJMANS R., KREMEN C., MACKINNON J., RANDRIANASOLO H. H., ANDRIAMBOLOLONERA S., RAZAFIMPAHANANA A., RANDRIAMAHAZO H., RANDRIANARISOA J., RAZAFINJATOVO P., RAXWORTHY C., SCHATZ G. E., TADROSS M., WILMÉ L., 2008. Climate change adaptation for conservation in Madagascar. *Biology Letters*, 4: 590-594.

- JEAGER P., 1950. La vie nocturne de la fleur de baobab. *La Nature*, 78 : 28-29.
- KITCHING I. J., 2002. The phylogenetic relationships of Morgan's Sphinx, *Xanthopan morgani* (Walker), the tribe Acheontiini, and allied long-tongued hawkmoths (Lepidoptera: Sphingidae, Sphinginae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 135: 471-527.
- KREMP G. O. W., 1965. *Morphologic encyclopaedia of palynology*. Tucson, USA, University of Arizona, 185 p.
- LEONG POCK TSY J. M., LUMARET R., DANTHU P., 2010. Complexité de la biodiversité à Madagascar : exemple des baobabs. *Scripta Botanica Belgica*, 46 : 358.
- MACFARLANE A. T., MORI S. A., PURZICKI K., 2003. Notes on *Eriotheca longitubulosa* (Bombacaceae), a rare, putatively hawkmoth-pollinated species new to the Guianas. *Brittonia*, 55 (4): 305-316.
- MARIE C. N., SIBELET N., DULCIRE M., RAFALIMARO M., DANTHU P., CARRIÈRE S. M., 2009. Taking into account local practices and indigenous knowledge in an emergency conservation context in Madagascar: obvious facts and contradictions. *Biodiversity and Conservation*, 18: 2759-2777.
- MARTIRÉ D., ROCHAT J., 2008. *Les Papillons de la Réunion et leurs chenilles*. Mèze, France, Biotope, 496 p.
- NICOLL M., LAGRANDE O., 1989. Madagascar : Revue de la conservation et des aires protégées. Gland, Suisse, Wwf et Fonds mondial pour la nature, 374 p.
- NILSSON L. A., 1998. Deep Flowers for long tongues. *Tree*, 13 (7): 259-260.
- NILSSON L. A., JONSSON L., RALISON L., RANDRIANJOHANY E., 1985. Monophily and pollination mechanisms in *Angraecum arachnites* Schltr. (Orchidaceae) in a guild of long-tongued hawk-moths (Sphingidae) in Madagascar. *Biological Journal of the Linnean Society*, 26: 1-19.
- NILSSON L. A., JONSSON L., RALISON L., RANDRIANJOHANY E., 1987. Angraecoid orchids and hawkmoths in central Madagascar: specialized pollination systems and generalist foragers. *Biotropica*, 19 (4): 310-318.
- PACINI E., HESSE M., 2005. Pollenkitt – its composition, forms and functions. *Flora*, 200: 399-415.
- PERRIER DE LA BÂTHIE H., HOCHREUTINER B. P. G., 1955. Bombacacées (Bombacaceae). *Flore de Madagascar et des Comores*, 129^e famille et 130^e famille. Paris, France, Gouvernement général de Madagascar, 1-20.
- PRESTING D., STRAKA H., FRIEDRICH B., 1983. *Palynologia Madagassica et Mascarenica*. Familien 130. Tropical Subtropical Ecosystem, 44: 139-225.
- RALAIMANARIVO A., GAYDOU E. M., BIANCHINI J. P., 1982. Fatty acid composition of seed oils from six *Adansonia* species with particular reference to cyclopropane and cyclopropene acids. *Lipids*, 17: 1-10.
- RAMAVOVOLOLONA P., 1986. Recherches sur les émissions polliniques atmosphériques des formations végétales de la région de Majunga, morphologie des principaux types polliniques, mise en évidence des caractéristiques régionales des spectres polliniques de Majunga et de Tananarive. Université de Madagascar, Antananarivo, 171 p.
- START A. N., 1972. Pollination of the baobab (*Adansonia digitata* L.) by the fruit bat *Rousettus aegyptiacus* Geoffroy. *East African Wildlife Journal*, 10: 71-72.
- TAKASHI M., RYOHEI Y., TETSUKAZU Y., 1998. Floral scent of hawkmoths-pollinated flowers in Japan. *Journal of Plant Research*, 111: 199-205.
- VAISHAMPAYAN N., SHARMA Y. N., 1981. On the pollen morphology of the genus *Adansonia* L. *Current Science*, 50 (20): 919.
- VIETTE P., 1990. Liste récapitulative des Lépidoptères Hétérocères de Madagascar – Sphingidae. *Faune de Madagascar*, supplément 1 : 110-115.
- WASSERTHAL L. T., 1997. The pollinators of the Malagasy star orchids *Angraecum sesquipedale*, *A. sororium* and *A. compactum* and the evolution of extremely long spurs by pollinator shift. *Botanica Acta*, 110: 343-359.
- WHITEHEAD D. R., 1969. Wind pollination in Angiosperms evolutionary and environmental considerations. *Evolution*, 23: 28-35.
- WICKENS G. E., LOWE P., 2008. *The baobabs. The pachycauls of Africa, Madagascar and Australia*. Dordrecht, Pays-Bas, Springer, 498 p.